# 八种红树植物幼苗的叶片可溶性蛋白和抗氧化酶活性对光强的响应

朱一民[1,3]，李婷[1,3]，景宇杭[1,3]，曹洪麟[1,2,3]，叶万辉[1,2,3]，沈浩[1,2,3*]

(1. 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室/广东省应用植物学重点实验室，中国科学院华南植物园，广州 510650；2. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)，广州 511458；3. 中国科学院大学，北京 100049)

**摘　要**：红树林湿地生态系统的恢复与重建是我国南方海岸带生态恢复研究的重点领域之一。然而，红树林群落的人工恢复和改造首先需要关注的是如何进行红树种类的空间配置，这需要明确红树植物光适应的生理生态策略，为人工红树林群落的优化配置提供理论指导。该文选取无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)、秋茄(*Kandelia candel*)、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)、卤蕨(*Acrostichum aureum*)、银叶树(*Heritiera littoralis*)和黄槿(*Hibiscus tiliaceus*)为研究对象，通过遮荫控制试验，研究这 8 种红树植物一年生幼苗在不同光照强度(自然光强的 100%、45%、30%、10%)下的叶片可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性的响应特征。结果表明：(1)随光照强度下降，木榄、老鼠簕和卤蕨的叶片可溶性蛋白含量受到的影响较小，无瓣海桑、秋茄、桐花、银叶树和黄槿的叶片可溶性蛋白含量则表现出下降趋势。(2)木榄、老鼠簕和卤蕨的 SOD 和 APX 等抗氧化酶活性在 10%光照强度处理下的活性与对照并无显著差异，无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿的抗氧化酶活性总体呈下降趋势。以上结果说明，从对光照的生理适应角度来看，木榄、老鼠簕和卤蕨具有一定耐阴性，适宜种植在光照条件稍弱的林下；无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿适宜作为中上层树种或在郁闭度较低的林下种植。

**关键词**：红树植物，光照强度，抗氧化酶，可溶性蛋白，生理适应

**中图分类号**：Q945.78　　　　　　**文献标识码**：A

# Responses of seedlings of eight mangrove species to light intensity in leaf total soluble protein content and activities of antioxidant enzymes

ZHU Yimin[1,3], LI Ting[1,3], JING Yuhang[1,3], CAO Honglin[1,2,3], YE Wanhui[1,2,3], SHEN Hao[1,2,3*]

(1. *Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems/Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2. *Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou)*, Guangzhou 511458, China 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

**Abstract:** The restoration and reconstruction of mangrove wetland ecosystems is one of the key research fields in ecological restoration in the coastal zones of South China. How to optimize the assembly of mangrove species is the priority to be concerned in the restoration and transformation of mangrove forest community. In order to reveal the physiological and ecological strategies to light conditions of mangrove plant species and provide theoretical guidance for optimal assembly of mangrove community structure, the characteristics of leaf total soluble protein

---

**基金项目**：广东省林业科技创新项目(2017KJCX036, 2019KJCX015)；南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408)；2021 年度自然资源事务管理-生态林业建设专项资金项目([2015] 15)；广东省科技计划项目(2017A020217001)[Supported by Guangdong Forestry Science and Technology Innovation Project (2017KJCX036, 2019KJCX015); Key Special Project for Introduced Talents Team of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) (GML2019ZD0408); 2021 Natural Resources Affairs Management-Forestry Ecological Construction Special Project ([2015] 15); Science and Technology Planning Project of Guangdong Province, China (2017A020217001)]。

**第一作者**：朱一民(1998-)，硕士，主要从事植物生理生态学研究，(E-mail)zhuyimin@scbg.ac.cn。

[*]**通信作者**：沈浩，博士，副研究员，主要从事保护生态学和植物生理生态学研究，(E-mail) shenhao@scbg.ac.cn。

content and activities of five antioxidant enzymes in seedlings of eight mangrove plant species (*Sonneratia apetala*, *Kandelia candel*, *Bruguiera gymnorrhiza*, *Aegiceras corniculatum*, *Acanthus ilicifolius*, *Acrostichum aureum*, *Heritiera littoralis* and *Hibiscus tiliaceus*) under different light intensities (100%, 45%, 30%, and 10% of natural sunlight) were studied using shading control experiment. The results were as follows: (1) Low light intensities had little impact on the leaf total soluble protein content of *Bruguiera gymnorrhiza*, *Acanthus ilicifolius* and *Acrostichum aureum*, whereas the other five species showed a decreasing trend in the leaf soluble protein content with the decline in light intensity. (2) The activities of superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX) in the leaves of *Bruguiera gymnorrhiza*, *Acanthus ilicifolius* and *Acrostichum aureum* in 10% of natural light intensity were not significantly from control, while the other five mangrove species showed a decreasing trend in activities of all the five antioxidant enzymes. In conclusion, our results indicate that *Bruguiera gymnorrhiza*, *Acanthus ilicifolius* and *Acrostichum aureum* are suitable for planting under the forest with high canopy density, while *Sonneratia apetala*, *Kandelia candel*, *Aegiceras corniculatum*, *Heritiera littoralis*, *Hibiscus tiliaceus* are suitable to be planted under forest with lower canopy density or planted as upper layer tree species in mangrove.
**Key words:** mangrove species, light intensity, antioxidant enzymes, soluble protein, physiological adaptation



红树植物是生长在热带、亚热带海岸潮间带的乔木、灌木或草本植物(Tansley & Fritsch, 1905; 林鹏，1987)。红树林因其抵挡海啸和台风的能力远胜于人类工程而素有“海岸卫士”的称号，同时红树林还具有多种生态系统服务功能(Dasgupta & Shaw, 2017)。近一个世纪以来，过度砍伐和养殖开发等人类活动的影响导致红树林发生了剧烈退化(Krauss et al., 2014; 廖宝文和张乔民，2014；Meng et al., 2016；卢元平等，2019)。随着人们对红树林生态价值的认识进一步加深，红树林湿地已成为国际上生物多样性保护和湿地生态保护的重点对象，红树林的生态恢复与重建研究也日益受到重视(Duke et al., 2007)。近年来我国华南沿海大范围开展红树造林，选用无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)等速生树种进行红树林恢复。这一高大、生长迅速的树种降低了林下环境的光照水平，而光是影响植物生长发育和生存的最重要环境因子之一，因此无瓣海桑的扩散种植不可避免的会对林下的本土红树植物的生存造成一定影响，这就需要对红树林群落结构进一步改造和优化。为此，我们开展了外来种无瓣海桑与 7 种本土红树植物在不同光强条件下的生长和生物量分配(谭淑娟等，2020)以及生理生态特性的系统研究，旨在为人工红树林群落的优化配置和合理的林分改造提供理论指导。

可溶性蛋白质含量的高低反映了植物的新陈代谢是否正常，植物受到胁迫时，细胞会累积水溶性化合物来保护细胞结构(Zhifang & Loescher, 2003)，这类化合物的大量形成，一方面表明植物受到了一定的逆境胁迫，另一方面这些物质作为渗透调节物质又缓解了植物的逆境胁迫(余叔文和汤章城，1999；Huang et al., 2014；丁龙等，2017)。可溶性蛋白中含有许多重要的酶类，对光合作用有重要贡献的 RuBP 羧化酶含量占 50%以上，其他成分在氮素代谢中也起着代谢库的作用(潘远智，2006)，因此植物叶片中许多可溶性蛋白都受到光信号的调控，其含量反映了植物生长发育过程中的自身调节能力。在植物生长过程中，各种逆境胁迫(如高光强、盐渍、冷冻、营养元素缺乏)常可诱发细胞内活性氧浓度的增加从而造成对植物的伤害(McCord & Fridovich, 1969；古今和陈宗瑜，2006；Xie et al., 2008; 普布卓玛等，2019)。植物体在长期进化过程中也相应形成了酶促和非酶促两大类保护系统，赋予植物体以清除活性氧的能力，减轻或避免活性氧对细胞造成伤害(蒋明义等，1994)。其中抗氧化酶的研究较多，主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)等，通过在植物体内协同作用清除过量的活性氧，维持活性氧的代谢平衡，从而使植物在一定程度上抵御逆境胁迫伤害(Liang et al., 2003；陈卫东等，2021)。

在不同生境条件下，红树植物通常表现出不同的抗氧化酶活性。研究表明，秋茄(*Kandelia candel*)叶片 SOD 活性在林外全光照条件下显著大于林内，说明强光条件的胁迫更为明显(叶勇等，2001；刁俊明等，2009)。

高盐胁迫会导致秋茄幼苗中SOD、POD和CAT等抗氧化酶呈现先上升后下降的变化趋势(邢建宏等，2018)，还可引起小花木榄(*Bruguiera parviflora*)叶片 $H_2O_2$ 含量的增加，以及 APX、GR 和 SOD 活性的增加和 CAT 活性的显著下降(郑海雷等，1998；Parida et al., 2004)。苏柏予等(2021)的研究表明，红树植物组织 POD 活性在淹水期间呈现上升趋势，CAT、SOD 和 APX 等酶活性呈现先上升后下降的变化趋势，说明水淹会导致植物体内活性氧产生和清除的平衡被打破。以往的研究主要集中在红树植物对高盐、缺氧等不同逆境胁迫的反应，而对于光照如何影响红树植物叶片的抗氧化酶系统的活性尚缺乏系统研究。为此，本研究选择我国珠三角地区常见的 8 种红树植物，包括无瓣海桑、秋茄、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)和卤蕨(*Acrostichum aureum*) 6 种真红树植物和银叶树(*Heritiera littoralis*)、黄槿(*Hibiscus tiliaceus*) 2 种半红树植物为研究对象，通过不同光照条件下叶片可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性的比较研究，探讨红树植物光适应的生理生态策略有何种间差异，为人工红树林群落的优化配置和红树林林分改造提供理论指导，为红树林的保护和恢复实践提供科学参考。

# 1 材料与方法

## 1.1 试验区和种源区自然概况

遮荫试验于 2013 年 10 月至 2014 年 10 月在位于广东省广州市的中国科学院华南植物园大型实验生态学综合试验场进行。地理位置为 23°10′42.79" N, 113°21′25.28" E，海拔 40 m。该地区属南亚热带海洋季风气候类型，全年平均气温 20~22 ℃，平均相对湿度 77%，年平均降雨量为 1 982.7 mm。

试验所用红树幼苗购自广东珠海淇澳红树林自然保护区附近的苗圃。该保护区地理位置为 113°36′40″—113°39′15″ E 、22°23′40"—22°27′38" N ，属南亚热带海洋性季风气候(廖宝文等，2008)。区内年均温为 22.2 ℃，基本无霜期，年降雨量为 1 875.7 mm，4—10 月占全年雨量的 84%左右(廖宝文等，2006)。保护区受降雨、江河径流和潮汐的影响，海水盐度在 3.31‰~7.05‰之间变化，海域潮汐属不正规半日潮(蔡水花等，2016)。

## 1.2 试验材料

2013 年 8 月，在珠海淇澳岛红树林自然保护区附近的苗圃内选择苗龄 1 年、长势均一的 8 种红树植物的幼苗。其中，无瓣海桑为外来红树植物，原产孟加拉国，对我国沿海环境表现出很强的生态适应性，在珠海淇澳岛已有成规模的造林。其他 7 种红树植物均为本土种，包括 5 种真红树(秋茄、木榄、桐花树、老鼠簕和卤蕨)和 2 种半红树植物(银叶树和黄槿)。8 种红树植物及其幼苗的生长初始参数如表 1 所示。

表 1 8 种红树植物及幼苗生长参数初始值(平均值±标准误, *n*=5)(引自谭淑娟等，2020)
Table 1 Initial values of seedling growth parameters of eight mangrove species tested in the present study (Mean±SE, *n*=5)

| 种(缩写) Species (Abbreviation) | 科名 Family name | 拉丁名 Latin name | 类型 Type | 茎高 Plant height (cm) | 基径 Basal diameter (mm) |
|---|---|---|---|---|---|
| 无瓣海桑(Sa) | 海桑科 Sonneratiaceae | *Sonneratia apetala* | T | 111.1±7.6 | 13.58±1.1 |
| 秋茄(Kc) | 红树科 Rhizophoraceae | *Kandelia candel* | T | 74.4±8.6 | 18.69±1.36 |
| 木榄(Bg) | 红树科 Rhizophoraceae | *Bruguiera gymnorrhiza* | T | 35.8±2.4 | 13.65±0.37 |
| 桐花树(Ac) | 紫金牛科 Myrsinaceae | *Aegiceras corniculatum* | T | 82.7±1.4 | 14.21±1.04 |
| 老鼠簕(Ai) | 爵床科 Acanthaceae | *Acanthus ilicifolius* | T | 58.1±2 | 21.36±1.33 |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 卤蕨(Aa) | 卤蕨科 Acrostichaceae | *Acrostichum aureum* | T | 43.3±2.8 | 11.93±1.32 |
| 银叶树(Hl) | 梧桐科 Sterculiaceae | *Heritiera littoralis* | S | 103.3±14.7 | 15.2±2.8 |
| 黄槿(Ht) | 锦葵科 Malvaceae | *Hibiscus tiliaceus* | S | 57.6±6.9 | 18.52±2.34 |

注：**T**. 真红树植物；**S**. 半红树植物。

Note: **T**. True mangrove; **S**. Semi-mangroves.

### 1.3 试验设计

本研究共设置4个光强梯度，分别为相对自然光强的100%(T0，对照)、45%(T1)、30% (T2)和10% (T3)(黄陵和詹潮安，2003)。通过不同透光度的黑色尼龙网获得不同相对光强(T1，T2，T3)。在遮荫初期，选择全晴天，用Li-250A照度计 (LI-COR, Inc, USA)，每天记录上午9:00、中午12:00和下午15:00各遮荫棚内和全光照处理下的光量子通量密度，连续测定3天，4个处理的相对全日照光强实测值如表2所示。

表2 各光照处理的相对光强(引自谭淑娟等，2020)

Table 2 Relative light intensity measured in the four light treatments

| 时间 Time | T0 (%) | T1 (%) | T2 (%) | T3 (%) |
|---|---|---|---|---|
| 9:00 | 100 | 44.9 | 28.7 | 12.7 |
| 12:00 | 100 | 40.3 | 26.8 | 12.6 |
| 15:00 | 100 | 47.5 | 32.8 | 11.7 |
| 均值 Mean | 100 | 44.3 | 29.4 | 12.3 |

将栽植好的幼苗标号并分别置于4个光强处理区中，每处理每种10~12株。幼苗栽种于13.4 L花盆中(上口内径30 cm，盆底内径21 cm，高26 cm)中，每盆1株，花盆放置于含有人工配置海水的塑料盆(内径27.5 cm，高10.5 cm)中，进行遮荫处理1年。栽培基质使用珠海淇澳岛的海泥，其盐度、含水量、全氮含量和有机碳含量分别为8.3%、42.9%、1.61%和1.85%。人工海水以粗海盐和自来水调配而成，含盐量模拟淇澳岛近岸海水平均盐度，约为6‰。试验期间监测盐度，适时补充人工海水。

### 1.4 叶片可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性测定

遮荫处理1 a后，在进行收获试验前于4个处理中每个树种选择5棵幼苗，每棵幼苗随机选取6~10片新鲜成熟叶片，用于可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性的测定。

用FA1104电子天平(精度为0.0001 g)称取新鲜叶片0.3 g 左右，加入预冷的1.8 mL 提取液(内含0.05 mol $L^{-1}$ pH7.8 磷酸缓冲液，1 mmol $L^{-1}$ EDTA-$Na_2$，1%PVP)冰浴研磨至匀浆，在4 ℃下16000×*g*离心20 min，上清液用于可溶性蛋白含量及酶活性测定。以牛血清蛋白作标准曲线，用考马斯亮兰染色法(Bradford, 1976)测定可溶性蛋白含量。

超氧化物歧化酶(SOD)活性参照Giannopolitis & Ries (1977)方法测定，以0.05 mol $L^{-1}$ PH 7.8磷酸缓冲液代替酶液作空白，以抑制光化还原氮蓝四唑50%为一个酶活力单位(U)，酶的活性以U $g^{-1}$ FW表示(其中，FW表示样品鲜重)。过氧化氢酶(CAT)活性测定参照Chance & Maehly (1955)的方法，以每min引起$OD_{240}$变化0.01所需的酶量为一个酶活力单位(U)，酶的活性以U $g^{-1}$ FW $min^{-1}$表示。过氧化物酶(POD)活性参照陈贻竹和王以柔(1989)的方法，以每 min 引起 $OD_{470}$变化 0.01 为 1 个酶活力单位(U)，酶的活性以 U $g^{-1}$ FW $min^{-1}$表示。抗坏血酸(AsA)过氧化物酶(APX)活性参照Nakano & Asada(1981)的方法测定，以每min氧

化 1 μmol AsA 的酶量为一个酶活力单位，酶活性表示为μmolAsA · $g^{-1}$ FW $min^{-1}$。谷胱甘肽还原酶(GR)活性参照 Foyer & Halliwell(1976)方法，以 3 min 中内 $OD_{340}$ 的变化量表示一个酶活力单位，酶的活性以 U $g^{-1}$ FW $min^{-1}$ 表示。

### 1.5 数据分析

所有数据用 Microsoft Excel 2013 软件计算平均值和标准误，采用 SPSS 13.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)软件进行统计分析，当 $P < 0.05$ 时表示有统计学意义。各光强处理间可溶性蛋白含量及各抗氧化酶活性的差异使用单因素方差分析(One-way ANOVA)方法进行显著性检验，当差异显著时以 Tukey *post hoc* comparisons 法进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 可溶性蛋白含量

光强对叶片可溶性蛋白含量的影响因红树种类不同而异(表 3)。遮荫对无瓣海桑、秋茄、桐花树、老鼠簕、黄槿和银叶树幼苗叶片可溶性蛋白含量有显著影响，而对木榄和卤蕨幼苗的影响不显著(表 3)。在遮荫处理下，无瓣海桑、秋茄、桐花树和老鼠簕幼苗叶片可溶性蛋白含量显著低于对照(图 1)，在低光照处理间差异不显著；银叶树和黄槿叶片可溶性蛋白含量在 100%、45%和 30%光照处理间差异不显著，在 10%光照处理下显著下降(图 1)。

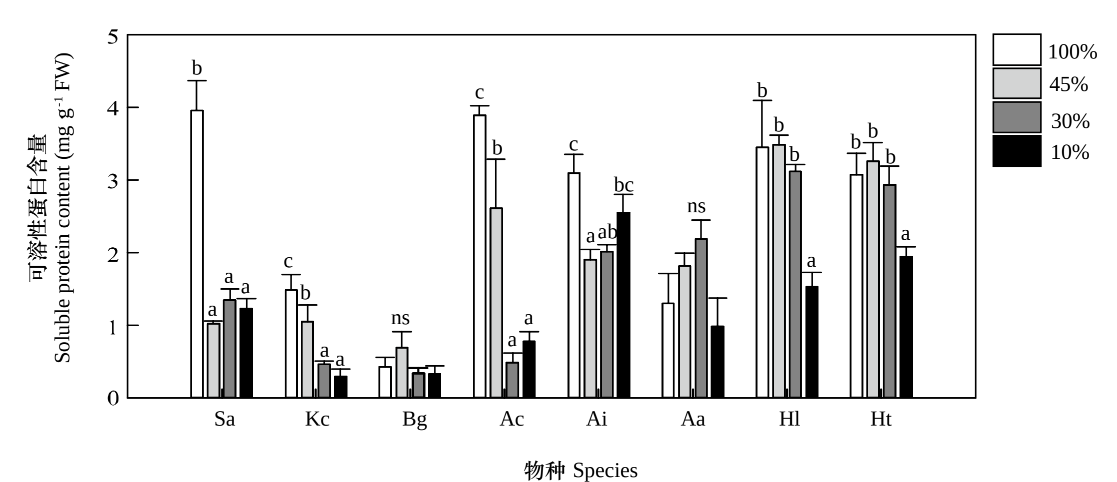
表 3 光照强度对 8 种红树幼苗叶片可溶性蛋白含量及 SOD、CAT、POD、APX 和 GR 抗氧化酶活性的影响的单因素方差分析结果(*F* 值)

Table 3 Results from one-way ANOVA (*F* value) for light treatment effects on leaf total soluble protein content and SOD, CAT, POD, APX and GR activities for seedlings of the eight mangrove species

| 物种 Species | 可溶性蛋白含量 Soluble protein content | SOD 活性 SOD activity | CAT 活性 CAT activity | POD 活性 POD activity | APX 活性 APX activity | GR 活性 GR activity |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Sa | 49.21*** | 7.57** | 23.17*** | 91.26*** | 17.67*** | 55.60*** |
| Kc | 11.24*** | 2.50ns | 53.32*** | 50.78*** | 204.04*** | 171.72*** |
| Bg | 1.47ns | 6.21* | 27.59*** | 18.09*** | 38.34*** | 48.04*** |
| Ac | 20.02*** | 1.53ns | 25.84*** | 15.20*** | 24.76*** | 22.31*** |
| Ai | 8.11** | 13.42*** | 17.87*** | 21.28*** | 11.84*** | 163.68*** |
| Aa | 2.77ns | 1.92ns | 27.08*** | 3.87* | 18.46*** | 30.26*** |
| Hl | 7.24** | 4.63* | 36.14*** | 5.88** | 5.15* | 31.41*** |
| Ht | 6.03** | 8.42** | 30.12*** | 29.15*** | 19.22*** | 1.31ns |

注：物种缩写见表 1。显著度水平: ns 表示 $P > 0.05$, *表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$ ***表示 $P < 0.001$.

Note: Refer to Table 1 for abbreviations of the species studied. Significance levels: ns indicates $P > 0.05$, * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, *** indicates $P < 0.001$.




同一物种不同字母表示各光照处理之间存在显著差异($P < 0.05$)，ns 表示无显著差异($P > 0.05$)。物种缩写见表 1。下同。

For each species different letters indicate significant differences between different light treatments ($P < 0.05$), ns indicates no significant differences ($P > 0.05$). Refer to Table 1 for abbreviations of the species. The same below.

图 1 不同光照条件下 8 种红树幼苗的叶片可溶性蛋白含量

Fig. 1 Soluble protein contents in leaves of seedlings of the eight mangrove species under different light treatments



## 2.2 抗氧化酶活性

单因素方差分析结果(表 3)表明，遮荫显著影响无瓣海桑、木榄和老鼠簕 3 种真红树和银叶树、黄槿 2 种半红树幼苗的叶片 SOD 活性，而对秋茄、桐花树和卤蕨 3 种真红树幼苗无显著影响。如图 2 所示，随着处理光照强度的下降，幼苗叶片 SOD 活性呈现先上升后下降的趋势，无瓣海桑和老鼠簕叶片 SOD 活性在 100%、45%和 30%光照处理间无显著差异，在 10%光照处理下显著降低，SOD 活性显著低于其他各处理；木榄、黄槿和银叶树在 45%和 30%光照处理下叶片 SOD 活性较高，显著高于 100%和 10%光照处理。

遮荫对 8 种红树植物幼苗叶片 CAT 和 POD 活性均有显著影响。无瓣海桑、老鼠簕和银叶树叶片 CAT 活性随光照强度的下降显著降低，秋茄、木榄、桐花树和卤蕨叶片 CAT 活性随光照强度的下降呈现先上升后下降的趋势，除桐花树外，其他 3 种红树植物的 CAT 活性在 45%光照处理时显著高于其他处理，黄槿叶片 CAT 活性在遮荫处理下显著高于对照处理，且在 3 个遮荫处理间差异较小(图 2)。

无瓣海桑、秋茄、木榄、桐花树、银叶树和黄槿叶片 POD 活性随光照强度的下降显著升高，POD 活性在 10%光照处理组最高，显著高于其他各处理，老鼠簕和卤蕨在低光处理(30%和 10%光照)下叶片 POD 活性显著降低，显著低于对照处理。从图 2 还可以看出，8 种红树植物幼苗叶片 POD 活性存在较大的种间差异，其中无瓣海桑、木榄和桐花树等真红树植物叶片 POD 活性显著低于半红树植物银叶树和黄槿，半红树植物叶片 POD 活性变化范围约在 426.3~1 643.6 U $g^{-1}$ FW $min^{-1}$ 之间，真红树植物变化范围约在 1.4~724.0 U $g^{-1}$ FW $min^{-1}$ 之间。

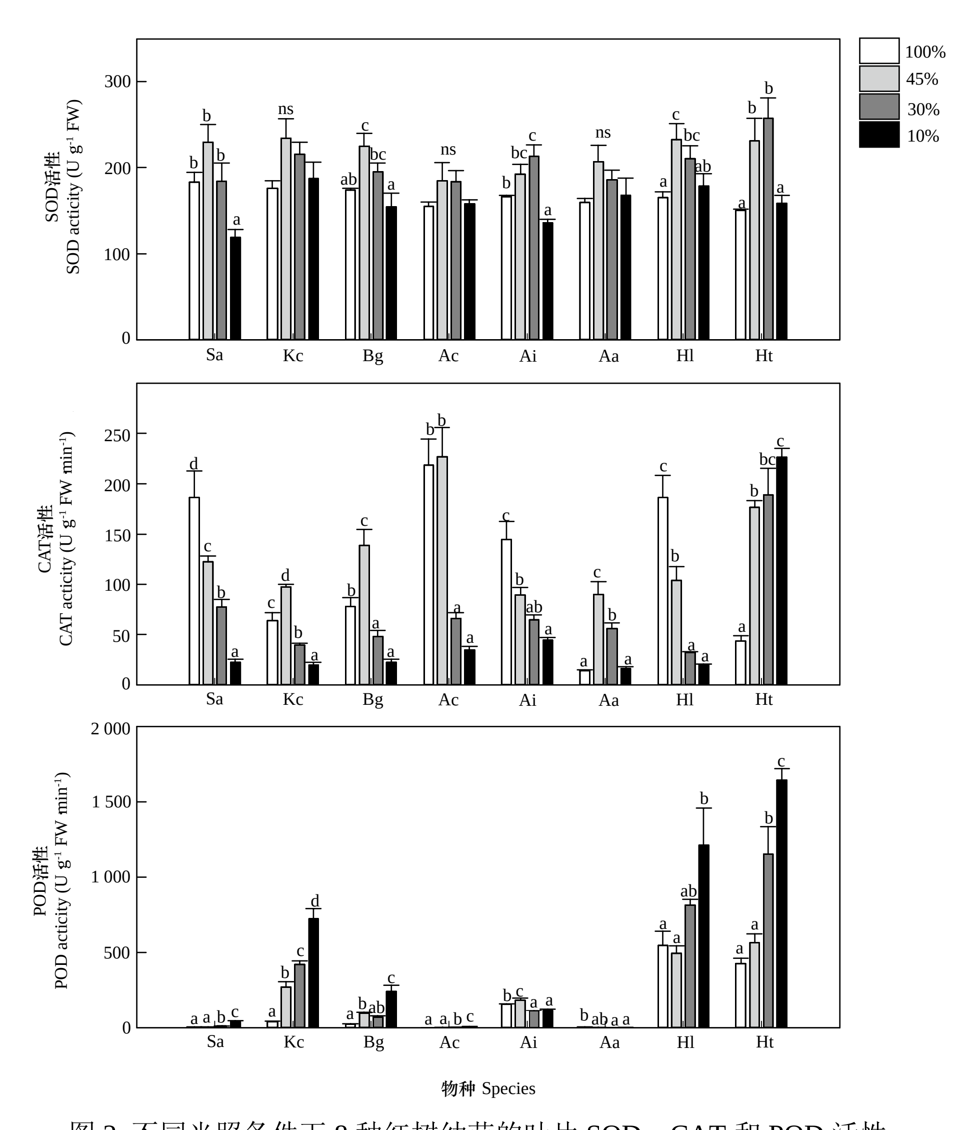



图 2 不同光照条件下 8 种红树幼苗的叶片 SOD、CAT 和 POD 活性

Fig. 2 Activities of SOD, CAT and POD in leaves of seedlings of the eight mangrove species under different light treatments

不同光照条件下，8 种红树幼苗叶片 APX 和 GR 活性如图 3 所示。单因素方差分析结果表明(表 3)，遮荫对 8 种红树植物幼苗 APX 活性均产生显著影响。无瓣海桑和桐花树叶片 APX 活性随光照强度下降显著降低，在低光照处理下显著低于对照处理；秋茄、木榄、老鼠簕、卤蕨和银叶树叶片 APX 活性在 45%光照处理组最高；黄槿叶片 APX 活性在 30%光照处理组最高，在 10%光照处理组最低。遮荫对叶片 GR 活性的影响在无瓣海桑、秋茄、木榄、桐花树、老鼠簕、卤蕨和银叶树幼苗中表现显著，在黄槿幼苗中表现不显著。无瓣海桑、秋茄、木榄、桐花树、卤蕨和银叶树叶片 GR 活性随光照强度的下降而显著降低，但在低光照处理(30%和 10%光照)间不存在显著差异；老鼠簕叶片 GR 活性在遮荫处理下有较大幅度的下降，且在 4 个光照处理间均存在显著差异。

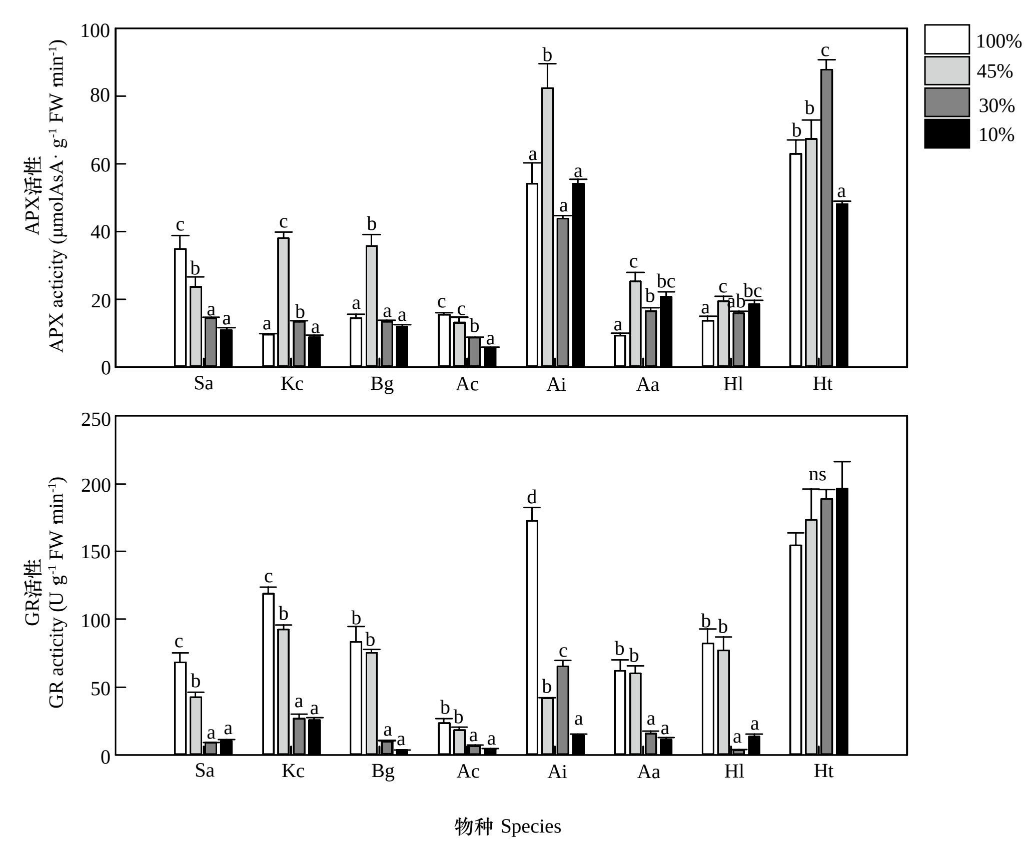



图 3 不同光照条件下 8 种红树幼苗的叶片 APX 和 GR 活性

Fig. 3 APX and GR activities in leaves of seedlings of the eight mangrove species under different light treatments

## 3 讨论

### 3.1 可溶性蛋白含量

已有研究表明，可溶性蛋白含量的降低是逆境对植物的一种伤害作用(Huang et al., 2014; 李先民等，2019)。光照不足会使植物体内可溶性蛋白含量降低，植物衰老加快(招礼军等，2022)。而耐阴能力强的植物在遮荫条件下可以维持其可溶性蛋白含量(Deng et al., 2012)。本研究发现，木榄和卤蕨幼苗的叶片可溶性蛋白含量在遮荫处理时与对照相比没有显著差异，表明这两种红树植物幼苗在不同的光照强度下都可以对叶片可溶性蛋白含量进行有效的调节，从而缓解光照不足对幼苗的影响(Annicchiarico, 2013)。老鼠簕作为淇澳岛红树林自然更新的主要树种，在 10%的光照强度处理下仍可以维持较高水平的可溶性蛋白含量，表明其具有较强的耐荫能力，适合在林下种植。而无瓣海桑、银叶树和黄槿在遮荫条件下并不能通过对可溶性蛋白含量进行有效的调节来缓解弱光胁迫，因此，均不适合在郁闭度较高的红树林群落进行林下种植。

### 3.2 抗氧化酶活性

本研究所选取的 8 种红树植物中，SOD 活性均随光照强度的下降表现出先上升后下降的趋势，这种变化趋势与红树植物在胁迫环境中 SOD 的变化趋势一致(李诗川等，2014; Wang et al., 2014; 赵胡等，2014；苏柏予等，2021)，表明红树幼苗在遮荫条件下清除活性氧自由基的能力降低，红树幼苗生长受到限制(谭淑娟等，2020)。招礼军等(2022)针对林缘、

林窗和林下三种生境下滨海过渡带重要树种滕柄木(*Bhesa robusta*)的生态适应研究也发现，其幼苗在长期光照不足的环境下表现出抗氧化酶活性降低，使得植物生长受到抑制。

POD 可以催化 $H_2O_2$ 的分解，从而阻止植物体内过氧化物积累而引起的细胞中毒。本研究中，除老鼠簕和卤蕨外的其余 6 种红树植物的 POD 活性均表现为上升趋势。表明在受到遮荫处理时，这 6 种红树植物均能够通过调高自身 POD 活性来缓解弱光逆境所引起的体内 $H_2O_2$ 的积累(张兰等，2021)。而老鼠簕和卤蕨作为耐阴植物，高光强对它们来说反而构成胁迫环境，因此其在强光条件下表现出更高的 POD 活性。高光胁迫下 POD 活性的上升可缓解其造成的过氧化伤害(Sano et al., 2020)。相比于真红树植物，本研究中的 2 种半红树植物均表现出了高得多的 POD 活性，这可能与半红树植物与真红树植物之间的生理差异有关(黄依依等，2020)。

CAT 在植物体内能将 $H_2O_2$ 分解为水和氧气，使植物体免受 $H_2O_2$ 的毒害(Wang et al., 2017; Aires et al., 2021)。植物在受到弱光胁迫时 CAT 合成受到抑制，表现出下降趋势(招礼军等，2022)。本研究发现，无瓣海桑、老鼠簕和银叶树的 CAT 活性亦表现出随光照强度下降而下降的趋势，而秋茄、木榄、桐花树和卤蕨随着光照强度的降低，CAT 表现出先上升后下降的变化趋势。这表明幼苗受到了一定程度的低光胁迫，对 $H_2O_2$ 转化的能力有所下降(Wang et al., 2017)。本结果表明 CAT 活性并没有表现出与 POD 活性一致的变化趋势，这一现象与前人(梁芳等，2020；Aires et al., 2021)的研究结果一致。这可能与 POD 不仅参与 $H_2O_2$ 的解毒，还参与细胞对乳酸和乙醇的解毒有关(苏柏予等，2021)，所以这两种抗氧化酶对遮荫的响应程度不一。Aires 等(2021)认为，在不同光照强度下植物会选择性激活 POD 和 CAT 其中之一来防止细胞膜脂过氧化。一般来说，植物会优先选择抗氧化效率更高的 CAT(Hasanuzzaman et al., 2018)。本研究中红树植物在遮荫条件下 CAT 活性受到抑制，因此，POD 活性的升高可能是红树植物保护细胞膜免受 $H_2O_2$ 伤害的重要途经。

前人的研究表明，在弱光等逆境条件下植物体依赖抗坏血酸的 $H_2O_2$ 清除途经的酶活性通常增加(寿森炎等，2000；陈坚等，2013)。APX 和 GR 作为依赖抗坏血酸的 $H_2O_2$ 清除途经的主要抗氧化酶，主要存在于叶绿体中(寿森炎等，2000)。当植物受到弱光胁迫时，相关抗氧化酶基因在叶绿体中的表达被激活，增加植物体内抗氧化酶的含量，以此避免光照不足可能对植物带来的过氧化伤害(Wang et al., 2020; Aires et al., 2021)。在本研究中 APX 和 GR 呈现出不同的变化趋势：随着生长光强的降低，APX 总体表现出先升高后降低的变化趋势，而 GR 则表现出下降趋势，表明遮荫导致叶绿体中 $H_2O_2$ 过量生成已经超过了酶系统的清除能力，酶系统受到破坏，对胁迫的抗性降低。Wang 等 (2020)的研究也表明，当光照强度超过一定阈值时，相关抗氧化酶的基因表达量下降，植物将可能受到膜脂过氧化的伤害。

有研究表明，抗氧化酶是缓解环境胁迫对植物造成的过氧化伤害的主要物质，并且在胁迫环境下，抗氧化酶系统会被迅速激活(Deng et al., 2012; Wang et al., 2017; Sano et al., 2020)，而植物受到有效光合辐射长期不足时，体内 SOD、POD 和 APX 等抗氧化酶活性就会降低，从而使得植物清除自由基的能力降低，植物代谢受到阻碍，最终导致植物生长受到抑制(何培磊等，2021；张兰等，2021；招礼军等，2022)。本研究中，不同红树幼苗叶片抗氧化酶活性在遮荫条件下的总体变化趋势因物种而异，反映了不同红树物种适应光强的生理生态策略的差异：木榄、老鼠簕和卤蕨的 SOD 和 APX 等抗氧化酶活性在 10%光照强度处理下的活性与对照并无显著差异，表明其在重度遮荫条件下仍能维持抗氧化酶系统的正常运作。而无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿的抗氧化酶活性表现出了总体下降的趋势，表明在遮荫条件下，抗氧化酶系统难以做出适当调节，其活力和平衡受到破坏，导致植株生长状态不良。谭淑娟等(2020)研究发现无瓣海桑在遮荫条件下存活率显著下降，茎高增长受到抑制，

无瓣海桑、秋茄和黄槿的生物量在遮荫条件下显著下降，而老鼠簕的生物量和茎高增长量则显著增加，结合本研究结果说明可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性可以在一定程度上表征植物的生长状态。由此可以推断，木榄、老鼠簕和卤蕨在生理上表现出对不同光强的适应性，适宜作为林下物种对红树林群落进行改造，而无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿适宜作为中上层树种或在郁闭度较低的林下种植。

## 4 结论

本研究表明，木榄、老鼠簕和卤蕨在可溶性蛋白含量上表现出了对不同光照强度的适应性，因此可以作为红树林更新的备选树种用于林下栽培。而无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿在遮荫条件下可溶性蛋白含量的变化表明其受到逆境胁迫，因此适合将其栽培在郁闭度较低的林下或将其作为中上层树种。进一步从SOD、POD和APX等抗氧化酶活性来看，当光照强度降至 30%以下时，无瓣海桑、秋茄、桐花树、银叶树和黄槿通过抗氧化酶缓解活性氧毒害的能力下降，植株也表现出胁迫伤害，说明其不适合在郁闭度较高的林下种植。因此，要科学地选择适合在郁闭度极高的无瓣海桑群落进行林分改造的本土红树植物，需要充分考虑各种本土红树植物在不同光照条件下生长状态和生理生态特征的适应性差异，从而对红树林群落进行林分改造，以丰富红树林群落的生物多样性，改善其生态系统服务功能。

**参考文献：**


AIRES ES, ARAGAO CA, DANTAS BF, et al., 2021. Light intensity modulates the accumulation of carbohydrates, antioxidant enzymes and production of iceberg lettuce under tropical conditions[J]. Horticulturae, 7(12): 553.

ANNICCHIARICO P, PECETTI L, TAVA A, 2013. Physiological and morphological traits associated with adaptation of lucerne (*Medicago sativa*) to severely drought-stressed and to irrigated environments[J]. Ann Appl Biol, 162(1): 27-40.

BRADFORD MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal Biochem, 72(1-2): 248-254.

CAI SH, LI T, ZHOU GX et al., 2016. Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus*[J]. Guihaia, 36(4): 397-404. [蔡水花，李婷，周光霞，等，2016．半红树植物黄槿的气体交换特性[J]．广西植物，36(4)：397-404.]

CHANCE B, MAEHLY AC, 1955. Assay of catalase and peroxidase[J]. Meth Enzymol, 2: 764-775, 10.1016/S0076-6879(55)02300-8.

CHEN J, LI NY, LIU Q, et al., 2013. Antioxidant defense and photosynthesis for non-indigenous mangrove species *Sonneratia apetala* and *Laguncularia racemosa* under NaCl stress[J]. Chin J Plant Ecol, 37(5): 443-453. [陈坚，李妮亚，刘强，等，2013．NaCl 处理下两种引进红树的光合及抗氧化防御能力[J]．植物生态学报，37(5)：443-453.]

CHEN WD, ZHANG YX, CONG BM, et al., 2021. Effects of potassium fertilizer on MDA, SP content and antioxidant system of alfalfa root neck[J]. Acta Agr Sin, 29(4): 717-723. [陈卫东，张玉霞，丛百明，等，2021．钾肥对紫花苜蓿根颈丙二醛、可溶性蛋白含量与抗氧化系统的影响[J]．草地学报，29(4)：717-723.]

CHEN YZ, WANG YR, 1989. Study on peroxidase (POD) in litchi fruit[J]. Acta Bot Austro Sin,

5: 47-52. [陈贻竹，王以柔，1989．荔枝果实过氧化物酶(POD)的研究[J]．中国科学院华南植物研究所集刊，5：47-52.]
DASGUPTA R, SHAW R, 2017. Participatory mangrove management in a changing climate[M]. Tokyo: Springer.
DENG YM, SHAO QS, LI CC, et al., 2012. Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading: II. Morphology, anatomy and physiology[J]. Sci Hortic, 144: 19-28, 10.1016/j.scienta.2012.06.031.
DING L, ZHAO HM, ZENG WJ, et al., 2017. Physiological responses of five plants in northwest China arid area under drought stress[J]. Chin J Appl Ecol, 28(5): 1455-1463. [丁龙，赵慧敏，曾文静，等，2017．五种西北旱区植物对干旱胁迫的生理响应[J]．应用生态学报，28(5): 1455-1463.]
DIAO JM, PENG YS, ZHENG MX, et al., 2009. The growth and physiological ecological responses of mangroves to low light level: a review[J]. J Jiaying Univ, 27(3): 69-74. [刁俊明，彭逸生，郑明轩，等，2009．红树植物对低光照水平的生长及生理生态响应研究进展[J]．嘉应学院学报，27(3)：69-74.]
DUKE N, MEYNECKE JO, DITTMANN S, et al., 2007. A world without mangroves?[J]. Science, 317(5834): 41–42.
FOYER CH, HALLIWELL B, 1976. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. Planta, 133(1): 21-25.
GIANNOPOLITIS CN, RIES SK, 1977. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants[J]. Plant Physiol, 59(2): 309-314.
GU J, CHEN ZY, et al., 2006. Response mechanism of plant enzymatic system to UV-B radiation[J]. Chin J Ecol, 25(10): 1269-1274. [古今，陈宗瑜，2006. 植物酶系统对 UV-B 辐射的响应机制[J]．生态学杂志，25(10)：1269-1274.]
HASANUZZAMAN M, NAHAR K, ANEE TI, et al., 2018. Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L.[J]. S African J Bot, 115: 50-57, 10.1016/j.sajb.2017.12.006.
HE PL, YE ZH, SUN YJ, et al., 2021. Alleviating effects of ALA on light stress of chrysanthemum antioxidant enzyme system[J]. Jiangsu Agric Sci, 49(1): 107-111. [何培磊，叶自慧，孙延军，等，2021．ALA 对菊花抗氧化酶系统光照胁迫效应的缓解作用[J]．江苏农业科学，49(1)：107-111.]
HUANG CJ, WEI G, JIE YC, et al., 2014. Effects of concentrations of sodium chloride on photosynthesis, antioxidative enzymes, growth and fiber yield of hybrid ramie[J]. Plant Physiol Biochem, 76: 86-93, 10.1016/j.plaphy.2013.12.021.
HUANG L, ZHAN CA, 2003. Analysis on introduction and trial of mangrove *Sonneratia apetala* on the seashore of east Guangdong[J]. For Sci Technol, 5(2): 7-8. [黄陵，詹潮安，2003．粤东沿海引种无瓣海桑试验研究[J]．林业实用技术，5(2)：7–8.]
HUANG YY, CAI SH, TAN SJ, et al., 2020. Comparative study on leaf traits of true mangrove and semi-mangrove speices[J]. Guihaia, 40(3): 345-355. [黄依依，蔡水花，谭淑娟，等，2020．真红树植物和半红树植物叶片性状的比较研究［J］. 广西植物，40（3）：345-355.]
JIANG MY, YANG WY, XU J, et al., 1994. Osmotic stress-induced oxidative injury of rice seedlings[J]. Acta Agr Sin, 20(6): 733-738. [蒋明义，杨文英，徐江，等，1994．渗透胁迫

诱导水稻幼苗的氧化伤害[J]．作物学报，20(6)：733-738.]

KRAUSS KW, MCKEE KL, LOVELOCK CE, et al., 2014. How mangrove forests adjust to rising sea level[J]. New Phytol, 202(1): 19-34.

LI SC, LI NY, LI Q, et al., 2014. Analyses on ion accumulation, photosynthetic and antioxidant capacities and their correlations of mangrove plants in *Sonneratia*[J]. J Plant Resour Environ, 23(3): 15-23. [李诗川，李妮亚，刘强，等，2014．海桑属红树植物离子积累、光合和抗氧化能力及相关性分析[J]．植物资源与环境学报，23(3)：15-23.]

LI XM, LI CN, LIU XL, et al., 2019. Effect of shading on leaf growth and primary metabolism of *Camellia azalea* seedlings[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(2): 294-301. [李先民，李春牛，刘新亮，等，2019．遮阴对杜鹃红山茶幼苗叶片生长特性及初生代谢的影响[J]．西北植物学报，39(2)：294-301.]

LIANG F, PAN YJ, DENG X, 2020. Responses of *Barringtonia racemosa* to tidal flooding[J]. Fujian J Agric Sci, 35(12): 1346-1356. [梁芳，潘艳菊，邓旭，等，2020．濒危半红树植物玉蕊对潮汐淹浸逆境的应答特性分析[J]．福建农业学报，35(12)．1346-1356.]

LIANG YC, CHEN Q, LIU Q, et al., 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. J Plant Physiol, 160(10):1157-1164.

LIAO BW, TIAN GH, YANG XB, et al., 2006. The analysis of natural regeneration and diffusion of the seedling of *Sonneratia apetala* in the Qi'ao Island, Zhuhai[J]. Ecol Sci, 25(6): 485-488. [廖宝文，田广红，杨雄邦，等，2006．珠海淇澳岛无瓣海桑种苗天然更新与扩散分析[J]．生态科学，25(6)：485-488.]

LIAO BW, TIAN GH, YANG XB, et al.，2008. The analysis of natural regeneration and diffusion of the seedling of *Sonneratia apetala* in the Qi'ao Island, Zhuhai[J]. Ecol Sci, 25(6): 485-488. [廖宝文，田广红，杨雄邦，等，2008．珠海淇澳岛无瓣海桑种苗天然更新与扩散分析[J]．生态科学，25(6)：485-488.]

LIAO BW, ZHANG QM, 2014. Area, distribution and species composition of mangroves in china[J]. Wetland Sci, 12(4): 435–440. [廖宝文，张乔民，2014．中国红树林的分布、面积和树种组成[J]．湿地科学，12(4)：435–440.]

LIN P, 1987. Distribution of mangrove species[J]. Sci Silv Sin, 23(4):481-490. [林鹏，1987．红树林的种类及其分布[J]．林业科学，23(4)：481-490.]

LU YP, XU WH, ZHANG ZM, et al., 2019. Gap analysis of mangrove ecosystem conservation in China[J]. Acta Ecol Sin, 39(2): 684-691. [卢元平，徐卫华，张志明，等，2019．中国红树林生态系统保护空缺分析[J]．生态学报，39(2)：684-691.]

MCCORD J M, FRIDOVICH I, 1969. Superoxide dismutase: an enzymic function for erythrocuprein (hemocuprein)[J]. J Biol Chem, 244(22): 6049-6055.

MENG XW, XIA P, LI Z, et al., 2016. Mangrove degradation and response to anthropogenic disturbance in the Maowei Sea (SW China) since 1926 AD: mangrove-derived OM and pollen[J]. Org Geochem, 98: 166-175. 10.1016/j.orggeochem.2016.06.001.

NAKANO Y, ASADA K, 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol, 22(5): 867-880.

PAN YZ, JIANG MY, 2006. Effects of shade on the photosynthetic characteristics and growth of poinsettia[J]. Acta Hort Sin, 33(1): 95-100. [潘远智，江明艳，2006．遮荫对盆栽一品红光

合特性及生长的影响[J]．园艺学报，33(1)：95-100.]

PARIDA A K, DAS A B, MOHANTY P, 2004. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes[J]. Plant Physiol, 161(5): 531-542.

PUBU ZM, LUO YL, GAO JZ, et al., 2019. Effect of 2,4-epibrassinolide on antioxidant defense and osmotic adjustment of *Elymus nutans* under low temperature stress[J]. Acta Agr Sin, 27(3): 547-552.[普布卓玛，罗艺岚，高金柱，等，2019．2，4 表-油菜素内酯对低温胁迫下西藏野生垂穗披碱草幼苗抗氧化保护和渗透调节的影响[J]．草地学报，27(3)：547-552.]

SANO S, TAKEMOTO T, OGIHARA A, et al., 2020. Stress responses of shade-treated tea leaves to high light exposure after removal of shading[J]. Plants-Basel, 9(3): 302-315.

SHOU SY, YANG XT, ZHU ZJ, et al., 2000. Effect of nitrogen form and light intensity on the growth and activities of antioxidative enzymes in tomato[J]. J Zhejiang Univ(Agric Life Sci), 26(5): 500-504. [寿森炎，杨信廷，朱祝军，吴韩英，2000．氮素形态和光照强度对番茄生长及抗氧化酶活性的影响[J]．浙江大学学报（农业与生命科学版），26(5)：500-504.]

SU BY, ZHANG WS, WANG YS, 2021. Response of antioxidant enzyme systems in root tissues of three mangrove species to waterlogging stress[J]. J Trop Oce: 1-10.http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1500.p.20211018.0859.002.html. [苏柏予，张维仕，王友绍，2021．三种红树根部组织抗氧化酶活性对水淹胁迫的响应[J/OL]．热带海洋学报:1-10. http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1500.p.20211018.0859.002.html.]

TANSLEY AG, FRITSCH FE, 1905. Sketches of vegetation at home and abroad (I): The flora of the Ceylon Littoral[J]. New Phytol, 4(1): 1-17, 27-55.

TAN SJ, LI T, YU SR, et al., 2020. Effects of light intensity on growth and biomass allocation of seedlings of the eight mangrove species[J]. Ecol Sci, 39(3):139-146. [谭淑娟，李婷，余素睿，等，2020．光照强度对 8 种红树植物幼苗生长和生物量分配的影响[J]．生态科学，39(3)：139-146.]

WANG LF, 2014. Physiological and molecular responses to variation of light intensity in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.)[J]. PLoS ONE, 9(2): e89514.

WANG Y, TONG YF, CHU HL, et al., 2017. Effects of different light qualities on seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Dendrobium officinale*[J]. Biologia, 72(7): 735-744.

XIE ZX, DUAN LS, TIAN XL, et al., 2008. Coronatine alleviates salinity stress in cotton by improving the antioxidative defense system and radical-scavenging activity[J]. J Plant Physiol, 165(4): 375- 384.

XING JH, PAN DZ, TAN FL et al., 2018. Effect of NaCl stress on antioxidant system in *Kandelia candel* roots[J]. J Trop Subtrop Bot, 26(3): 241-248. [邢建宏，潘德灼，谭芳林，等，2018. NaCl 胁迫对秋茄幼苗根系抗氧化系统的影响[J]．热带亚热带植物学报，26(3)：241-248.]

YE Y, TAM NFY, LU CY, 2001. Effects of soil texture and light on growth and physiology parameters in *Kandelia candel*[J]. Acta Phytoecol Sin, 25(1): 42-49. [叶勇，谭凤仪，卢昌义，2001．土壤结构与光照水平对秋茄某些生长和生理参数的影响[J]．植物生态学报，25(1)：42-49.]

YIN YQ, HU JB, DENG MJ, 2007. Latest development of antioxidant system and responses to

stress in plant leaves[J]. Chin Agric Sci Bull, 23(1): 105-110. [尹永强，胡建斌，邓明军，2007. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. 中国农学通报，23(1)：105-110.]

YU SW, TANG ZC, 1999. Plant physiology and molecular biology [M]. Beijing: Science Press: 739-745. [余叔文，汤章城，1999. 植物生理和分子生物学[M]. 北京：科学出版社：739-745.]

ZHANG L, WANG J, ZHANG JF, et al., 2021. Responses of growth and physiological characteristics of *Quercus wutaishanica* seedlings to the light intensity[J]. J Cent S Univ For Tech, 41(11): 73-81. [张兰，王静，张金峰，等，2021. 辽东栎幼苗生长和生理特性对光照强度的响应[J]. 中南林业科技大学学报，41(11)：73-81.]

ZHAO H, TANG J, ZHENG WJ, 2016. Effects of $Cu^{2+}$ stress on the growth and some physiological characteristics of mangrove *Kandelia obovate*[J]. Marine Sci, 40(4): 65-72. [赵胡，唐俊，郑文教，2016. 重金属 $Cu^{2+}$胁迫对红树植物秋 茄幼苗生长及某些生理特性的影响[J]. 海洋科学，40(4)：65-72.]

ZHAO LJ, QUAN JH, ZHU LQ, et al., 2022. Ecological adaptability of endangered plant *Bhesa robusta* sapling in different habitats[J]. Guihaia, 42(3): 501-509. [招礼军，权佳惠，朱栗琼，等，2022. 不同生境下濒危植物膝柄木幼树的生态适应性[J]. 广西植物，42(3)：501-509.]

ZHENG HL, LIN P, 1998. Effect of salinity on membrane protection system for *B. sexangula* and *B. gymnorrhiza* seedling[J]. J Xiamen Univ (Nat Sci Ed), 37(1): 135-139. [郑海雷，林鹏，1998. 培养盐度对海莲和木榄幼苗膜保护系统的影响[J]. 厦门大学学报(自然科学版)，37(1)：135-139.]

ZHIFANG G, LOESCHER WH, 2003. Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimer[J]. Plant Cell Environ, 26(2): 275-283.